

УДК 576.895.421

© 1992

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ АЛЛОМЕТРИЯ ДВУХ ВИДОВ РОДА RHIPICERPHALUS (IXODOIDEA : IXODIDAE)

О. В. Волцит

Проведено исследование характера аллометрии органов твердого скелета у *R. turanicus* и *R. bursa*. Показано, что при 2-й линьке характер аллометрии меняется у обоих видов. Корреляция размеров органов на нимфальной и имагинальной фазах каждого вида практически отсутствуют. Наблюдаются высокие коэффициенты корреляции между размерами органов у имаго и массой питавшихся нимф, из которых они перелиняли.

Проведенное исследование аллометрии органов твердого скелета у видов рода *Dermacentor* и *Ixodes persulcatus* (Волцит, 1991а) выявило интересные особенности в характере изменения пропорций в процессе онтогенеза. Однако для этих видов не удалось проследить ход онтогенеза отдельных особей. Измерения на всех фазах развития производились на группе особей из потомства одной самки, что позволило получить аллометрические кривые для «средней» особи каждого вида. Однако кривые относительного роста, построенные по данным, полученным при прослеживании во времени одной группы животных, могут дать лишь общее представление о закономерностях роста отдельных особей, так как кривая онтогенетической аллометрии абстрактного среднего организма не обязательно будет иметь те же особенности, что и кривые конкретных особей из этой группы (Мина, Клевезаль, 1976). Наибольшую ценность для аллометрических исследований представляет набор данных, характеризующих изменения размеров органов в онтогенезе отдельных особей. К сожалению, именно такие данные крайне редко встречаются в литературе, что объясняется методическими трудностями их получения, а по аллометрии иксодовых клещей работ нет вообще.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использовались лабораторные культуры клещей *R. turanicus* и *R. bursa*, полученные от питавшихся самок, собранных в Унцукульском р-не Дагестана в мае 1990 г. У всех особей на всех фазах развития измерялось по 9 признаков, на личиночной и нимфальной фазах измерения проводились по препаратам личинок и нимф. Таким образом, для каждой особи обоих видов получены кривые изменения 9 признаков по всем фазам онтогенеза. Проведен регрессионный и корреляционный анализ полученных данных.

РЕЗУЛЬТАТЫ

У обоих видов было проанализировано изменение размеров органов твердого скелета в группах из 30 особей, прошедших все фазы онтогенеза. В качестве признаков были выбраны длина и ширина скутума, гнатосомы, пальп, гипостомы

Т а б л и ц а 1

Изменение характера аллометрии проанализированных признаков в течение онтогенеза у самцов *Rhipicephalus turanicus*Changes in the allometry of characters during ontogenesis in males of *Rhipicephalus turanicus*

Признак		Период онтогенеза между фазами			
		личиночной и нимфальной		нимфальной и имагинальной	
		коэффициент регрессии	угол наклона кривых, в °	коэффициент регрессии	угол наклона кривых, в °
Ширина скутума	(2)	0.39	21.3	0.8	38.7
Длина гнатосомы	(3)	0.74	36.5	0.5	26.6
Ширина гнатосомы	(4)	0.81	39	0.42	22.8
Длина II—III члеников пальца	(5)	0.72	35.8	0.4	21.8
Ширина пальца	(6)	0.25	14	0.66	33.4
Длина гипостомы	(7)	0.79	38.3	0.71	35.4
Ширина гипостомы	(8)	0.61	31.4	0.54	28.4
Длина I лапки	(9)	0.39	21.3	0.51	27

П р и м е ч а н и е. В скобках даны номера признаков (здесь и в табл. 2—6).

и длина I лапки. При регрессионном анализе за независимую переменную x мы принимали длину скутума. Обычно при аллометрических исследованиях в качестве x используется длина тела животного, однако в данном случае это неосуществимо. Дело в том, что измерение размеров органов у личинок и нимф иксодовых клещей возможно лишь по препаратам. Нам же было необходимо сохранять клещей живыми, чтобы они перелиняли на следующую фазу, поэтому размеры органов личинок и нимф определялись по препаратам личиночных покровов, по которым невозможно определить длину тела. Таким образом, мы описывали линию регрессии y по x , где x — длина скутума, а y — поочередно остальные признаки.

Проведенный регрессионный анализ показал, что линия регрессии описывается уравнением степенной зависимости $y = bx^a$ с вероятностью 95—99 % для всех признаков. В логарифмическом масштабе это уравнение выглядит как

$$\lg y = \lg b + a \lg x,$$

т. е. мы исследуем линейную зависимость, где a (коэффициент регрессии) определяется как тангенс угла наклона прямой к оси абсцисс. В аллометрических исследованиях коэффициент a принято называть коэффициентом роста.

В табл. 1 и 2 показано изменение коэффициента роста у самцов и самок *R. turanicus* в разные периоды онтогенеза. Видно, что между личиночной и нимфальной фазами коэффициенты роста соответствующих признаков практически не отличаются у самцов и самок. Все проанализированные признаки увеличиваются в этот период медленнее относительно длины скутума, т. е. наблюдается отрицательная аллометрия ($a < 1$, угол наклона 45°). Между нимфальной и имагинальной фазами *R. turanicus* характер аллометрии изменяется (табл. 1, 2). Отличается характер аллометрии всех признаков у самцов и самок. Это объясняется тем, что длина скутума взрослых самок значительно меньше, чем у самцов, поэтому угол наклона аллометрических кривых самок всегда больше. По трем признакам (ширина скутума, ширина пальца и длина гипостомы) у самок аллометрия положительная, по остальным слабо отрицательная (коэффициенты a близки к 1). У самцов *R. turanicus* на этом этапе все признаки увеличиваются медленнее относительно длины скутума, но наибольшие коэффициенты регрессии наблюдаются также для ширины скутума,

Т а б л и ц а 2

Изменение характера аллометрии проанализированных признаков
в течение онтогенеза у самок *Rhipicephalus turanicus*
Changes in the allometry of characters during ontogenesis in
females of *Rhipicephalus turanicus*

Номер признака	Период онтогенеза между фазами			
	личиночной и нимфальной		нимфальной и имагинальной	
	коэффициент регрессии	угол наклона, в °	коэффициент регрессии	угол наклона, в °
2	0.39	21.3	1.04	46.1
3	0.8	38.7	0.85	40.4
4	0.81	39	0.8	38.7
5	0.75	36.9	0.71	35.4
6	0.26	14.6	1.13	48.5
7	0.79	38.3	1.21	50.4
8	0.61	31.4	0.97	44.1
9	0.41	22.3	0.91	42.3

ширины пальп и длины гипостома. Таким образом, половой диморфизм в характере аллометрии между нимфальной и взрослой фазами обусловлен лишь выбором в качестве независимой переменной длины скутума, которая резко отличается у взрослых самцов и самок. Если приблизительно принять длину скутума самцов за длину тела и учесть, что полового диморфизма по длине тела половозрелых особей *R. turanicus* не наблюдается (Волцит, 1992), то можно считать, что характер аллометрии взятых признаков относительно длины тела соответственно совпадает у особей разных полов. Сопоставление углов наклона аллометрических кривых признаков в разные периоды онтогенеза показало, что для тех признаков, у которых коэффициент регрессии между личиночной и нимфальной фазами был очень низким (табл. 1, 2), между нимфальной и имагинальной фазами он сильно увеличивается. Это такие признаки, как ширина скутума, ширина пальп и длина I лапки. Для остальных признаков аллометрия у самцов становится более отрицательной, а у самок средние по величине коэффициенты роста почти не изменяются, за исключением гипостома, где коэффициент регрессии увеличивается довольно значительно.

У *R. bursa* характер аллометрии сильно отличается от *R. turanicus*. Во-первых, у *R. bursa* уже между личиночной и нимфальной фазами наблюдается половой диморфизм в характере аллометрии (табл. 3, 4). Так, длина гнатосомы и длина

Т а б л и ц а 3

Изменение характера аллометрии проанализированных признаков
в течение онтогенеза у самцов *Rhipicephalus bursa*
Changes in the allometry of characters during ontogenesis in
males of *Rhipicephalus bursa*

Номер признака	Период онтогенеза между фазами			
	личиночной и нимфальной		нимфальной и имагинальной	
	коэффициент регрессии	угол наклона кривых, в °	коэффициент регрессии	угол наклона кривых, в °
2	0.59	30.5	0.61	31.4
3	0.85	40.4	0.33	18.3
4	1.25	51.3	0.36	19.8
5	0.73	36.1	0.27	15.1
6	0.90	42	0.41	22.3
7	0.89	41.7	0.4	21.8
8	0.87	41	0.28	15.6
9	0.64	32.6	0.40	21.8

Т а б л и ц а 4
Изменение характера аллометрии проанализированных признаков в течение онтогенеза
у самок *Rhipicephalus bursa*

Changes in the allometry of characters during ontogenesis in
females of *Rhipicephalus bursa*

Номер признака	Период онтогенеза между фазами			
	личиночной и нимфальной		нимфальной и имагинальной	
	коэффициент регрессии	угол наклона кривых, в°	коэффициент регрессии	угол наклона кривых, в°
2	0.64	32.6	0.99	44.7
3	1.08	47.2	0.71	35.4
4	1.24	51.1	1.02	45.6
5	0.64	32.6	0.89	41.7
6	0.89	41.7	0.93	42.9
7	1.01	45.3	0.98	44.4
8	0.9	42	0.72	35.8
9	0.68	34.2	0.93	42.9

гипостома женских особей увеличивается быстрее относительно длины скутума, а у мужских особей наоборот. Во-вторых, у *R. bursa* между личиночной и нимфальной фазами коэффициенты регрессии всех признаков значительно выше чем у *R. turanicus*, и даже по 3 признакам у самок и по 1 у самцов *R. bursa* аллометрия положительная, чего у *R. turanicus* в этот период онтогенеза не наблюдается. Между нимфальной и имагинальной фазами у самцов *R. bursa* коэффициенты роста всех признаков, за исключением ширины скутума, сильно уменьшаются, аллометрия становится резко отрицательной (табл. 3). У самок *R. bursa* между нимфальной и взрослой фазами коэффициенты роста увеличиваются для 4 признаков (ширина скутума, длина пальп, ширина пальп и длина I лапки), а для остальных уменьшаются (табл. 4). Практически изометрия наблюдается для ширины скутума, гнатосомы и длины гипостома. Отметим, что длина гипостома увеличивается практически изометрично относительно длины скутума при обеих линьках. Таким образом, характер аллометрии рассмотренных признаков относительно длины скутума при 2-й линьке изменяется у обоих видов. У самцов *R. bursa* происходит резкое замедление увеличения размеров всех органов относительно длины скутума, за исключением ширины скутума, где коэффициент роста практически не меняется. У самцов *R. turanicus* коэффициенты роста при 2-й линьке уменьшаются слабо, за исключением трех признаков, где они были очень низкие при 1-й линьке, а при

Т а б л и ц а 5
Коэффициенты корреляции размеров органов нимф и перелинявших из них имаго
Coefficients of correlation between sizes of organs of nymphs and imago

Пол	Признак									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Rhipicephalus bursa</i>										
Самки	0.52	0.41	0.15	0.34	0.15	—0.07	0.31	0.11	0.3	0.04
Самцы	0.17	0.42	—0.07	0.02	0.14	0.18	—0.18	0.13	0.28	—0.17
<i>R. turanicus</i>										
Самки	0.32	0.18	0.16	0.46	0.34	0.14	—0.15	0.15	0.19	0.34
Самцы	0.42	0.12	0.2	0.19	—0.13	0.16	0.13	—0.07	0.14	0.01

Примечание. Здесь и в табл. 6 номера признаков: 1 — длина скутума, 10 — длина меднального шипа I коксы, остальные — см. табл. 1.

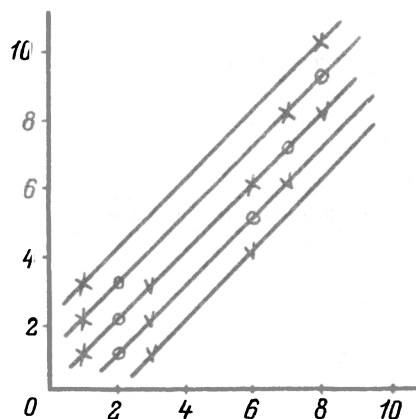


Рис. 1. Схема корреляционных связей признаков у 9 особей на 2 фазах развития при отсутствии вариабельности коэффициента роста (аллометрические кривые параллельны).

По оси ординат — значения 1-го признака; по оси абсцисс — значения 2-го признака.
Объяснения см. в тексте.

Fig. 1. Correlation relations between characters in 9 individuals at 2 developmental phases. Variability in relative growth ratio (allometric curves parallel) is absent.

2-й — резко возрастают. У самок обоих видов характер аллометрии меняется в ту или другую сторону по-разному для разных признаков.

Поскольку данные получены нами для отдельных особей и, по сути дела, мы имеем набор индивидуальных аллометрических кривых для каждого вида, можно оценить степень изменчивости угла наклона кривых для самок и самок обоих видов. Коэффициент вариации α , т. е. тангенса угла наклона кривых, для каждого признака у особей обоих полов несколько больше, чем коэффициенты вариации соответствующих признаков на фазе имаго, а соответственно и на преимагинальных фазах. Степень изменчивости угла наклона аллометрических кривых для большинства признаков колеблется в пределах 10 % и лишь для отдельных признаков у самцов приближается к 20 %. Интересно оценить соотношение коэффициента вариации наклона аллометрических кривых и степень жесткости корреляций признаков сравниваемых фаз. В табл. 5 приведены коэффициенты корреляции соответствующих признаков у нимф и перелинявших из них имаго. Для всех признаков r очень низкие, из чего можно сделать вывод, что размеры органов на каждой последующей фазе жестко наследственно не детерминированы.

Соотношение коэффициентов вариации угла наклона кривых и корреляции признаков у особей двух фаз можно теоретически рассмотреть на простой схеме (рис. 1). Допустим, что на рис. 1 по оси ординат отложены значения 1-го, а по оси абсцисс — 2-го признаков. Рассмотрим возможности изменения этих признаков у 9 особей, которые на 1-й фазе представляют максимальное число возможных вариантов сочетания двух признаков. Пусть коэффициент вариации угла наклона индивидуальных аллометрических кривых равен нулю, т. е. кривые параллельны. Если при этом коэффициент корреляции признаков на обеих фазах максимальный (равен 1), то изменчивость признаков на 2-й фазе по сравнению с 1-й не изменится. Однако в действительности мы наблюдаем увеличение коэффициентов вариации всех признаков от фазы к фазе. Рассмотрим другой крайний случай, когда коэффициент корреляции признаков у особей на обеих фазах минимальный, что и отображено на схеме (рис. 1). В этом случае особи с минимальным значением 2-го признака дают на следующей фазе соответственно особи с минимальным, средним и максимальным значениями этого признака. То же самое и особи со средним и максимальным значениями 2-го признака на 1-й фазе. В таком случае мы наблюдаем увеличение степени изменчивости признаков на 2-й фазе, что соответствует действительности, а коэффициент корреляции 2-го признака равен нулю. Для 1-го признака коэффициент корреляции в данном случае будет 0.89. Таким образом, при отсутствии изменчивости угла наклона аллометрических кривых минимальный коэф-

Т а б л и ц а 6

Коэффициенты корреляции размеров органов имаго с массой напивавшихся нимф,
из которых они перелиняли

Coefficients of correlation between sizes of organs of imago and mass of engorged nymphs

Пол	Признак									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Rhipicephalus bursa</i>										
Самки	0.79	0.85	0.79	0.19	0.65	0.54	0.66	0.34	0.6	0.63
Самцы	0.74	0.71	0.27	0.37	0.41	0.34	0.14	0.16	0.59	0.43
<i>R. turanicus</i>										
Самки	0.53	0.63	0.5	0.6	0.35	0.04	0.4	0.08	0.42	0.29
Самцы	0.85	0.8	0.72	0.87	0.25	0.73	0.21	0.58	0.66	0.31

коэффициент корреляции для одного признака может быть равен 0, но тогда для другого признака он очень высок. На самом деле коэффициенты корреляции признаков у нимф и перелинявших из них имаго очень низки для всех признаков (табл. 5). Схематично мы рассматривали случаи, когда кривые параллельны, т. е. коэффициент вариации угла наклона равен 0. В действительности, как мы видим, коэффициент α варьирует довольно значительно, что, очевидно, и определяет уменьшение коэффициентов корреляции для части признаков, тогда как для некоторых признаков r близки к 0 (табл. 5).

Известно, что гетерономный рост частей организма отличается по константам роста: скорости роста, его длительности и размерам закладки. Вариабельность относительной скорости роста различных органов мы уже обсудили. Для того чтобы выяснить влияние размеров закладки на величину органов перелинявших особей, были вычислены коэффициенты корреляции всех признаков взрослых самцов и самок обоих видов с массой напивавшихся нимф, из которых они перелиняли (табл. 6). Как видно, в данном случае для большинства признаков коэффициенты корреляции очень высокие. Следовательно, размеры органов у особей *R. bursa* и *R. turanicus* на каждой последующей фазе наследственно не детерминированы, но определяются количеством «строительного материала», т. е. зависят от степени упитанности особи на предыдущей фазе. Однако на фоне этой зависимости половые различия в размерах органов возникают за счет разницы в относительных скоростях роста соответствующих органов у самцов и самок (разные коэффициенты аллометрии). В свою очередь эти различия в характере аллометрии проявляются при независимом (раскоррелированном) развитии признаков (Волцит, 1991б, 1992). Принято считать, что коэффициент роста α генетически детерминирован, тогда как коэффициент b в уравнении аллометрии отражает влияние факторов среды, воздействующих на y , помимо x (Мина, 1975). В применении к изученным видам иксодид можно сказать, что α отражает наследственно закрепленный путь развития признаков, тогда как b определяется степенью упитанности на предыдущей фазе развития.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение типов аллометрии у изученных видов *Rhipicephalus*, *Dermacentor* и *Ixodes persulcatus* (Волцит, 1991а) показало, что характер изменения коэффициента роста при 2-й линьке у *R. bursa* ближе к изученным видам *Dermacentor* и *I. persulcatus*, чем к *R. turanicus*. Очевидно, это связано с абсолютными размерами личинок и нимф этих видов. Размеры органов личинок *R. bursa*, *I. persulcatus* и личинок *Dermacentor* близки, тогда как личинка *R. turanicus* много мельче. То же и с абсолютными размерами нимф. В то же время размеры

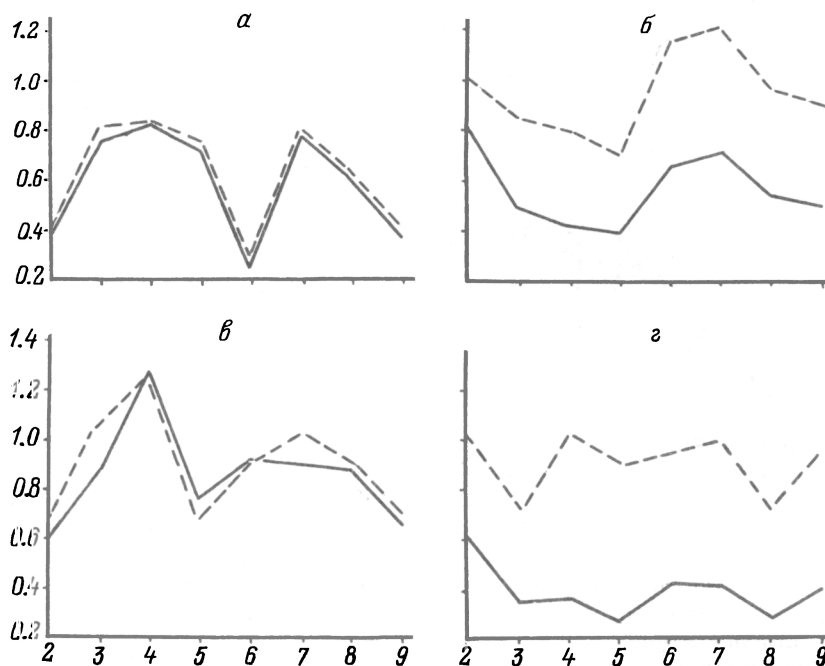


Рис. 2. Градиенты роста органов твердого скелета у двух видов *Rhipicephalus*.

По оси ординат — коэффициенты роста α ; по оси абсцисс — номера признаков (см. табл. 1): сплошная линия — самцы, штриховая — самки; а — градиенты роста при первой и б — при второй линьках у *R. turanicus*; в — градиенты роста при первой и г — при второй линьках у *R. bursa*.

Fig. 2. Growth gradients of organs of hard skeleton in two *Rhipicephalus* species.

органов имаго *R. turanicus* мало отличаются от размеров имаго *R. bursa*. Померанцев (1948) считал, что при увеличении половой продуктивности размеры яиц уменьшаются, что приводит к уменьшению размеров личинки. Для того чтобы при этих условиях сохранить размеры половозрелой фазы, необходимо повышать способность к межфазовому росту. Очевидно, это мы и наблюдаем у изученных видов. У всех *Dermacentor*, *I. persulcatus* и *R. bursa* при 2-й линьке темпы относительного увеличения размеров органов снижаются, тогда как у *R. turanicus* возрастают, особенно для тех органов, где они были очень низкие. Увеличение продуктивности *R. turanicus* по сравнению с *R. bursa*, видимо, компенсирует большую гибель нимф, не нашедших прокормителей, тогда как двуххозяинный тип паразитизма *R. bursa* приводит к существенному снижению гибели на нимфальной фазе.

Отмеченная тенденция связи скорости роста (коэффициента роста α) с начальными размерами организма (по сути индекс b в уравнении аллометрии) наблюдается также и в других группах членистоногих (Matsuda, 1963). При сравнении типов аллометрии, описанных для большой группы ракообразных (Teissier, 1960), с типами аллометрии у иксовых клещей выявляются закономерности, которые свойственны, очевидно, всем членистоногим с прерывистым ростом, т. е. членистоногим с жестким экзоскелетом, размеры которых увеличиваются только при линьках. Это — обычное изменение угла наклона кривых при отдельных линьках, разница коэффициентов аллометрии у самцов и самок для вторичных половых признаков, появление этих различий у каждого вида при строго определенной линьке.

В уже упоминавшейся работе Matsuda (1963) на основании обзора большого числа работ по аллометрии клопов и ракообразных рассматриваются

этапы эволюции относительного роста членистоногих. На первом этапе дивергенции, когда сравниваются географически изолированные популяции, гибриды и родительские формы, разные поколения и т. д., коэффициенты роста отличаются очень незначительно и практически совпадают для быстро растущих органов. На следующей ступени дивергенции при сравнении видов с отдаленным родством коэффициенты роста отличаются, но центр роста (признак с наибольшим коэффициентом α) остается одинаковым. На двух последующих этапах изменяются центры роста у одного из видов, сначала для слабо растущих органов, а затем и для быстро растущих. На рис. 2 показаны градиенты роста у *R. turanicus* и *R. bursa*. Мы видим, что эти кривые параллельны для особей разных полов каждого вида при соответствующей линьке; отличается только абсолютная величина коэффициентов роста у самцов при 2-й линьке, что вполне соответствует 1-му (внутривидовому) этапу дивергенции по схеме Matsuda. Что касается сравнения изученных видов *Rhipicephalus* между собой, то здесь мы видим при всем различии кривых совпадение центров роста при 1-й линьке (4-й и 7-й признаки) и смещение центров роста у *R. turanicus* при 2-й линьке. Такие существенные отличия градиентов роста у видов одного рода по Matsuda (1963) соответствуют их давней дивергенции, что и отражается в принадлежности *R. bursa* и *R. turanicus* к разным под родам (*Digineus* и *Rhipicephalus* s. str. соответственно).

Список литературы

- Волцит О. В. Относительное изменение величины органов твердого скелета в онтогенезе некоторых видов иксодовых клещей // Паразитология. 1991а. Т. 25, вып. 2. С. 138—146.
 Волцит О. В. Корреляционная изменчивость морфометрических признаков у четырех видов иксодовых клещей (Ixodoidea, Ixodidae) // Паразитология. 1991б. Т. 25, вып. 5. С. 388—395.
 Волцит О. В. Онтогенетическая изменчивость морфометрических признаков двух видов рода *Rhipicephalus* (Ixodidae) // Паразитология. 1992. Т. 26, вып. 1. С. 33—40.
 Мина М. В. Аллометрический рост // Количественные аспекты роста организмов. М., 1975. С. 176—179.
 Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М., 1976. 291 с.
 Померанцев Б. И. К построению системы Ixodoidea // Паразитол. сб. Л. 1948. Т. 9. С. 13—38.
 Matsuda R. Evolution of relative growth in Arthropoda // Z. wiss. Zool. 1963. Vol. 169, N 1. P. 64—81.
 Teissier G. Relative growth // The physiology of Crustacea. 1960. Vol. 1. P. 537—560.

Зоологический музей
 Московского университета

Поступила 5.07.1991

THE ONTOGENETIC ALLOMETRY OF TWO SPECIES OF RHIPICEPHALUS (IXODOIDEA : IXODIDAE)

O. V. Voltzit

Key words: *Rhipicephalus bursa*, *R. turanicus*, relative growth

SUMMARY

Ontogenetic allometry of exoskeleton organs has been studied on laboratory cultures of *Rhipicephalus bursa* and *R. turanicus* in groups consisting of 30 individuals. It is shown that the character of allometry in both species is described by the exponential dependence equation. Relative growth ratio differs during the 1st and 2nd moulting. Growth gradients in males and females of both species do not practically differ during the 1st moulting, while during the 2nd moulting the absolute value of relative growth ratio of organs, in males and females differs. In *R. bursa* and *R. turanicus* growth centres coincide during the 1st moulting, but in *R. turanicus* during the 2nd moulting the shift of growth centres takes place. Variability in relative growth ratio is close to 10 %, as to individual

characters, it reaches 20 %. There is no correlation between the organ sizes of nymphs and imago, i. e. organ sizes at each developmental phase are not distinctly determined hereditarily. At the same time, there is observed a correlation between the sizes of organs of imago and mass of engorged nymphs. Relative growth ratio in the equation of allometry is determined hereditarily and defines the sexual dimorphism in sizes of organs, while the initial growth index depends on the degree of fatness of the individual at the previous developmental stage.
